*УДК 576.89 + 591.557*

# ЗАВИСИМОСТЬ СТРУКТУРЫ КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ ОТ ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА

**© Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов**

Сыктывкарский государственный университет
Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник
пос. Якша, Троицко-Печорский р-н, Республика Коми

Поступила 10.04.2006

На примере сообществ паразитов гольяна и хариуса из бассейнов рек Северная Двина и Печора показано, что паразитарные сообщества с младших возрастных групп хозяев отличаются от таковых с рыб старшего возраста меньшим количеством особей и биомассы паразитов, числа их групп, выделенных по соотношению биомасс, часто меньшим набором видов. Значения же индексов видового разнообразия, описывающих сообщества паразитов от хозяина разного возраста в пределах участка сбора материала, почти всегда одинаковы. Это наблюдение требует проверки, так как у сообществ паразитов хариуса разного возраста из р. Пинега и гольяна из р. Човью (Доровских, 2002) величины индексов, характеризующих паразитарные сообщества разновозрастных рыб, различны.

Исследования зависимости паразитофауны рыб от возраста хозяина начаты в 1930-х годах (Столяров, 1934; Горбунова, 1936; Догель, 1936; Дубинин, 1936). Обобщением полученных сведений стало правило гласящее, «что интенсивность и экстенсивность инвазии, в общем, увеличивается с возрастом хозяина» (Догель, 1958; с. 17). Начало изучению закономерностей формирования структуры паразитарных сообществ с возрастом хозяина положено в 1990-х годах. Показано (Пугачев, 1999; Русинек, 2005), что структура и разнообразие паразитарных сообществ, если не происходит существенных изменений в экологии возрастных групп хозяина, вполне подчиняются правилу В. А. Догеля (1958). Если же такие изменения происходят, то параметры сообществ паразитов достаточно резко реагируют на происходящие изменения в биологии хозяина. Так, компонентные сообщества паразитов гольяна возраста от 1· до 1+ из р. Човью (приток р. Вычегды) характеризуются низкими значениями индекса Шеннона, индекса выравненности видов по обилию и высокими значениями индекса доминирования, тогда как сообщества паразитов гольяна возраста 3+ отличаются противоположными значениями индексов видового разнообразия (Доровских, 2002).

Поскольку изучение вопроса проведено на небольшом числе видов хозяев часто без рассмотрения паразитарных сообществ их младших возрастов, то требуются дополнительные исследования структуры сообществ паразитов с хозяев разного возраста, включая самые младшие.

Содержание понятий, использованных в работе, а также размеры паразитов приведены в ряде публикаций (Пугачев, 2000; 2002; Доровских, 2005).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Хариус *Thymallus thymallus* (L.) отловлен из р. Илыч. Кроме того, использованы данные о его паразитофауне из р. Пинеги, относящейся к бассейну р. Северной Двины (Дубинин, 1936). Гольян *Phoxinus phoxinus* (L.) взят из верховий рек Печора (район устья р. Гаревки) и Вычегда (у с. Помоздино, Усть-Куломский р-н Республики Коми). Объемы выборок и сроки сбора материала отражены в соответствующих таблицах.

Сбор материала произведен по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). Обработка данных по компонентным сообществам паразитов рыб изложена в ряде публикаций (Пугачев, 2000, 2002; Доровских, 2001, 2005).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У гольяна 0+—1· из верхнего течения р. Вычегды в конце июня 2004 г. без учета инфузорий рода *Trichodina* нашли 9 видов паразитов, у рыбы 1+—10, 2+—3+—16 их видов (табл. 1). При этом рыба старшего возраста поражена рядом паразитов (*Gyrodactylus aphyae*, *Diplostomum phoxini*, *Neoechinorhynchus rutili*, глохидии) существенно более интенсивно, чем молодые ее особи. С возрастом гольяна на нем нарастает число особей паразитов и их биомасса. Однако пораженность метацеркариями *Rhipidocotyle campanula* с возрастом хозяев падает. В сообществе паразитов лидируют метацеркарии *Diplostomum phoxini*, автогенные виды по числу видов, виды специалисты по числу особей, биомассе и у хозяина 1+ и старше по числу видов (табл. 2). Для этих сообществ характерны низкие значения индексов доминирования и выравненности видов и достаточно высокие — индекса Шеннона. Величины индексов, рассчитанных по числу особей и биомассе, заметно разнятся, что указывает на вхождение сообществ паразитов в фазу разрушения (Доровских, Голикова, 2004). Сообщество паразитов гольяна 0+—1· состоит из 2 групп видов, у хозяина 1+ наметилась 3-я группа, у 2+—3+ — 3 группы видов паразитов (рис. 1). Суммы ошибок уравнений регрессии в случае сообществ паразитов у рыбы 1+ ниже 0.250, у хозяев 0+—1· и 2+—3+ выше этого значения (табл. 2), что в последних случаях говорит о нарушении соотношений биомасс видов внутри сообщества.

У гольяна из верхнего течения р. Печоры в районе устья р. Гаревки с возрастом увеличиваются видовое разнообразие, число и биомасса паразитов (табл. 3, 4). В сообществе по числу особей и биомассе доминируют метацеркарии *D. phoxini*, виды специалисты и аллогенные виды (табл. 4). Во всех случаях отмечены высокие значения индексов доминирования, низкие — индексов выравненности видов и Шеннона. Сообщество паразитов гольяна 0+—1· в июне и 0+ в августе из района устья р. Гаревки состояло из 2 групп видов, у хозяина 1+ — из 3. У хозяина старшего возраста в июне виды делились на 3 группы, в августе — на 4 (рис. 2, 3). Различия в структуре сообщества в эти два периода обусловлены тем, что в конце июня начинается про-

Таблица 1

Паразитофауна гольяна разного возраста из верхнего течения р. Вычегды

Table 1. Parasite fauna in the minnow of different age from the upper stream of the Vichegda River

| Виды паразитов | Возраст рыбы | | |
|---|---|---|---|
| | 0+—1·<br>24.06.2004 г. | 1+<br>25.06.2004 г. | 2+—3+<br>26.06.2004 г. |
| *Myxobolus musculi* Keysselitz, 1908 | 1(0.13) | 4(1.3) | 5(1.3) |
| *M. albovae* Krassilnikova in: Schulman, 1966 | 1(0.07) | | |
| *M. lomi* Donec et Kulakowskaja, 1962 | | 5(1.9) | 2(2.7) |
| *Trichodina* sp. | + | + | + |
| *Dactylogyrus borealis* Nybelin, 1936 | | | 2(0.2) |
| *Gyrodactylus aphyae* Malmberg, 1957 | 1(0.07) | ?(1.3) | ?(31.7) |
| *G. macronychus* Malmberg, 1957 | 1(0.07) | | ?(5.2) |
| *G. pannonicus* Molnar, 1968 | | | ?(0.8) |
| *G. limneus* Malmberg, 1964 | | 1(0.07) | ?(0.3) |
| *G. magnificus* Malmberg, 1957 | | ?(0.13) | ?(2.13) |
| *G. laevis* Malmberg, 1957 | 1(0.07) | ?(0.13) | ?(0.13) |
| *Allocreadium isoporum* (Looss, 1894) | | | 1(0.13) |
| *Rhipidocotyle campanula* (Dujardin, 1845), larvae | 13(2.3) | 11(2.8) | 2(0.6) |
| *Diplostomum phoxini* Faust, 1918, larvae | 15(4.5) | 15(15.7) | 15(111.5) |
| *D. helveticum* Dubois, 1929, larvae | | 1(0.07) | |
| *Rhabdochona phoxini* Moravec, 1968 | | | 2(0.3) |
| *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779), larvae | 4(0.3) | 7(1.5) | 5(0.9) |
| *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780) | 2(0.2) | | 7(1.8) |
| Unionidae gen. sp. | | | 3(3.1) |

Примечание. Здесь и далее за скобками — число рыб, зараженных данным видом паразита; в скобках — индекс обилия.

Таблица 2

Характеристика компонентных сообществ паразитов гольяна разного возраста из верхнего течения р. Вычегды

Table 2. Characteristics of the component parasite communities in the minnow of different age from the upper stream of the Vichegda River

| Показатели | Возраст рыбы | | |
|---|---|---|---|
| | 0+—1·<br>24.06.2004 г. | 1+<br>25.06.2004 г. | 2+—3+<br>26.06.2004 г. |
| Исследовано рыб | 15 | 15 | 15 |
| Общее число видов паразитов | 9 | 10 | 16 |
| Общее число особей паразитов | 117 | 373 | 2442 |
| Общее значение условной биомассы | 25.3 | 67.0 | 439.8 |
| Количество автогенных видов | 8 | 8 | 15 |
| Количество аллогенных видов | 1 | 2 | 1 |
| Доля особей автогенных видов | 0.419 | 0.367 | 0.315 |
| Доля биомассы автогенных видов | 0.588 | 0.460 | 0.417 |
| Доля особей аллогенных видов | 0.581 | 0.633 | 0.685 |
| Доля биомассы аллогенных видов | 0.412 | 0.540 | 0.583 |
| Количество видов специалистов | 4 | 6 | 10 |
| Доля особей видов специалистов | 0.607 | 0.772 | 0.952 |

Таблица 2 (*продолжение*)

| Показатели | Возраст рыбы | | |
|---|---|---|---|
| | 0+—1·<br>24.06.2004 г. | 1+<br>25.06.2004 г. | 2+—3+<br>26.06.2004 г. |
| Доля биомассы видов специалистов | 0.432 | 0.719 | 0.901 |
| Количество видов генералистов | 5 | 4 | 6 |
| Доля особей видов генералистов | 0.393 | 0.228 | 0.048 |
| Доля биомассы видов генералистов | 0.568 | 0.281 | 0.099 |
| Доминантный вид по числу особей | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* |
| Доминантный вид по значению биомассы | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* |
| Характеристика доминантного вида | ал/с | ал/с | ал/с |
| Индекс Бергера-Паркера по числу особей | 0.581 | 0.630 | 0.685 |
| Индекс Бергера-Паркера по биомассе | 0.412 | 0.538 | 0.583 |
| Выравненность видов по числу особей | 0.518 | 0.564 | 0.395 |
| Выравненность видов по биомассе | 0.604 | 0.624 | 0.481 |
| Индекс Шеннона по числу особей | 1.137 | 1.298 | 1.095 |
| Индекс Шеннона по значениям биомассы | 1.328 | 1.436 | 1.334 |
| Сумма ошибок уравнений регрессии | 0.586 | 0.111 | 0.297 |

цесс разрушения сообщества вследствие отмирания особей паразитов генерации прошлого года, а в августе — процесс заселения хозяина паразитами генерации этого года (Доровских, 2002; Доровских, Голикова, 2004). Кроме того, особи хозяина 0+—1·, исследованные в июне, — это гольян прошлого года рождения, рыба 0+, вскрытая в августе, имеет возраст менее 2 мес. Первые, прожив дольше, сильнее поражены паразитами.

Итак, сообщества паразитов молоди гольяна состоят из 2 групп видов. Число видов, их особей и биомасса в них всегда ниже, чем в сообществах паразитов рыб старшего возраста, но вид-доминант у них общий.

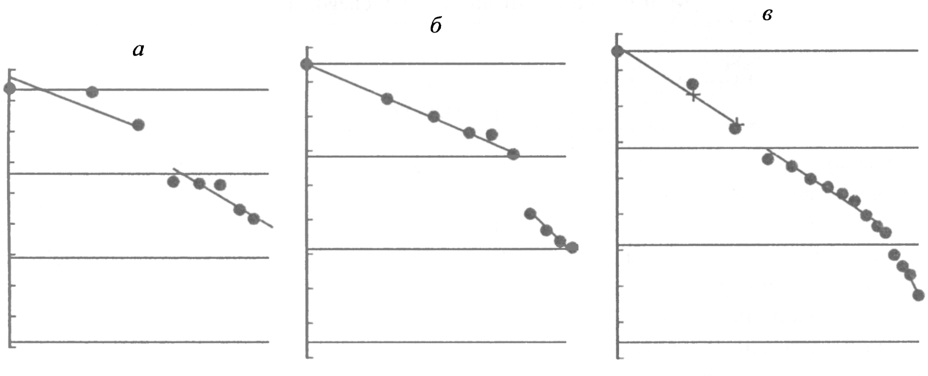

Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна из верхнего течения р. Вычегды.

*а* — рыба возраста 0+; *б* — 1+; *в* — 2+—3+.

Fig. 1. Variational curves of relative biomasses of parasites in the minnow from the upper stream of the Vichegda River.

Таблица 3

Паразитофауна гольяна разного возраста из р. Печора в районе устья р. Гаревки

Table 3. Parasite fauna in the minnow of different age from the Pechora River near the mouth of the Garevka River

| Виды паразитов | 16—18.06.2004 г. | | | 15.08.2003 г. | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0+—1· | 1+ | 2+—3+ | 0+ | 1+ | 3+ |
| *Myxidium rhodei* Leger, 1905 | | 4(1.3) | 2(1.3) | | 1(0.07) | 2(0.27) |
| *Myxobolus bramae* Reuss, 1906 | | | | | | 3(0.27) |
| *M. musculi* Keysselitz, 1908 | 1(0.2) | 2(0.13) | 3(0.2) | | 4(0.33) | 4(0.33) |
| *M. lomi* Donec et Kulakowskaja, 1962 | 6(1.3) | 2(0.13) | 3(0.5) | | 2(0.2) | 4(0.7) |
| *Trichodina* sp. | | + | + | | | |
| *Dactylogyrus borealis* Nybelin, 1936 | 1(0.13) | 1(0.07) | 3(0.27) | | | 4(1.2) |
| *Gyrodactylus aphyae* Malmberg, 1957 | 1(0.07) | ?(9.2) | ?(35.7) | | | ?(1.4) |
| *G. macronychus* Malmberg, 1957 | | ?(2.8) | ?(7.1) | | | |
| *G. magnificus* Malmberg, 1957 | | ?(0.2) | ?(2.4) | | | |
| *G. laevis* Malmberg, 1957 | | ?(0.33) | ?(0.13) | | | ?(0.07) |
| *G. limneus* Malmberg, 1964 | | ?(1.4) | ?(1.7) | | | ?(0.2) |
| *G. pannonicus* Molnar, 1968 | | ?(0.13) | ?(0.13) | | | ?(0.27) |
| *Phyllodistomum folium* (Olbers, 1926) | | | 2(0.2) | | 1(0.13) | 3(0.27) |
| *Allocreadium isoporum* (Looss, 1894) | | 2(0.2) | | | | |
| *Diplostomum phoxini* Faust, 1918, larvae | 15(18.0) | 15(88.5) | 15(242.7) | 15(25.6) | 15(93.4) | 15(399.9) |
| *Apatemon* sp. l. | 1(0.13) | | | 5(1.13) | | |
| *Rhabdochona phoxini* Moravec, 1968 | | 1(0.07) | 2(0.13) | | | 1(0.07) |
| *Philometra abdominalis* Nybelin, 1928 | | | | | | 1(0.07) |
| *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779), larvae | 4(0.4) | 11(2.1) | 11(4.3) | 2(0.2) | 6(1.07) | 5(0.47) |
| *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780) | | | 8(0.8) | | 1(0.07) | 5(0.4) |

Таблица 4

Характеристика компонентных сообществ паразитов гольяна разного возраста из р. Верхняя Печора в районе устья р. Гаревки

Table 4. Characteristics of the component parasite communities in the minnow of different age from the Pechora River near the mouth of the Garevka River

| Показатели | 18.06.2004 г. | | | 15.08.2003 г. | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0+—1· | 1+ | 2+—3+ | 0+ | 1+ | 3+ |
| Исследовано рыб | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 |
| Общее число видов паразитов | 7 | 14 | 15 | 3 | 7 | 15 |
| Общее число особей паразитов | 303 | 1599 | 4463 | 404 | 1429 | 6088 |
| Общее значение условной биомасы | 48.7 | 258.3 | 735.9 | 63.21 | 220.26 | 966.81 |
| Количество автогенных видов | 5 | 13 | 14 | 1 | 6 | 14 |
| Количество аллогенных видов | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 |
| Доля особей автогенных видов | 0.102 | 0.169 | 0.184 | 0.007 | 0.020 | 0.015 |
| Доля биомассы автогенных видов | 0.140 | 0.212 | 0.242 | 0.005 | 0.025 | 0.049 |
| Доля особей аллогенных видов | 0.898 | 0.831 | 0.816 | 0.993 | 0.980 | 0.985 |
| Доля биомассы аллогенных видов | 0.860 | 0.788 | 0.758 | 0.995 | 0.975 | 0.951 |
| Количество видов специалистов | 4 | 10 | 10 | 1 | 2 | 8 |
| Доля особей видов специалистов | 0.964 | 0.965 | 0.977 | 0.950 | 0.983 | 0.995 |
| Доля биомассы видов специалистов | 0.962 | 0.954 | 0.962 | 0.931 | 0.978 | 0.965 |
| Количество видов генералистов | 3 | 4 | 5 | 2 | 5 | 7 |

Таблица 4 (*продолжение*)

| Показатели | 18.06.2004 г. | | | 15.08.2003 г. | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0+—1· | 1+ | 2+—3+ | 0+ | 1+ | 3+ |
| Доля особей видов генералистов | 0.036 | 0.035 | 0.023 | 0.050 | 0.017 | 0.005 |
| Доля биомассы видов генералистов | 0.038 | 0.046 | 0.038 | 0.069 | 0.022 | 0.035 |
| Доминантный вид по числу собей | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* |
| Доминантный вид по значению биомассы | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* | *Diplostomum phoxini* |
| Характеристика доминантного вида | ал/с | ал/с | ал/с | ал/с | ал/с | ал/с |
| Индекс Бергера—Паркера по числу особей | 0.891 | 0.831 | 0.816 | 0.951 | 0.980 | 0.985 |
| Индекс Бергера—Паркера по биомассе | 0.850 | 0.788 | 0.758 | 0.931 | 0.975 | 0.951 |
| Выравненность видов по числу особей | 0.249 | 0.275 | 0.264 | 0.198 | 0.063 | 0.041 |
| Выравненность видов по биомассе | 0.309 | 0.320 | 0.325 | 0.245 | 0.082 | 0.109 |
| Индекс Шеннона по числу особей | 0.485 | 0.725 | 0.716 | 0.218 | 0.122 | 0.110 |
| Индекс Шеннона по значениям биомассы | 0.601 | 0.844 | 0.880 | 0.269 | 0.160 | 0.294 |
| Сумма ошибок уравнений регрессии | 0.195 | 0.234 | 0.159 | | 0.124 | 0.248 |

Для сообщества паразитов гольяна из верховий р. Вычегды характерны низкие значения индексов доминирования и выравненности видов и достаточно высокие — индекса Шеннона, тогда как для сообщества паразитов гольяна из верховий р. Печоры отмечены высокие значения индексов доминирования, низкие — индексов выравненности видов и Шеннона. По классификации сообществ Пугачева (1999), первое — это зрелое сообщество, второе — незрелое.

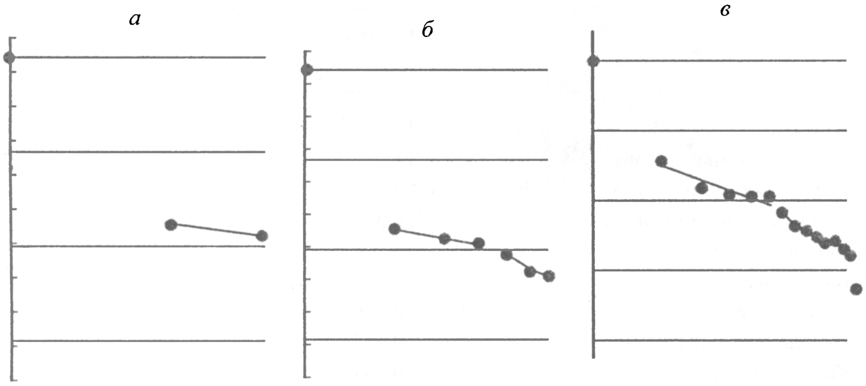

Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна из русла р. Печоры в районе устья р. Гаревки 15.08.2003 г.

*а* — возраст гольяна 0+; *б* — 1+; *в* — 3+.

Fig. 2. Variational curves of relative biomasses of parasites in the minnow from the Pechora River near the mouth of the Garevka River 15.08.2003.

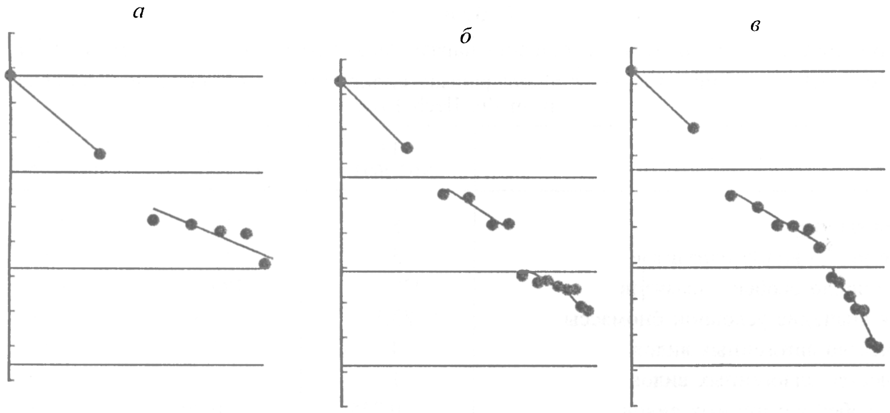

Рис. 3. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна из р. Печора в районе устья р. Гаревки 16—18.06.2004 г.

Fig. 3. Variational curves of relative biomasses of parasites in the minnow from the Pechora River near the mouth of the Garevka River 16—18.06.2004.

У хариуса из р. Илыч с возрастом увеличивается число видов паразитов и усиливается зараженность ими хозяина (табл. 5). В сообществе его паразитов преобладают автогенные виды и виды специалисты (табл. 6). У особей 1+ по числу особей доминирует *Tetraonchus borealis*, по биомассе — *Cystidicoloides tennuissima*, у 2+ вид-доминант *Myxobolus neurobius*, у 3+ — *Cystidicoloides tennuissima*. В сообществе хозяина 2+, отловленного 16 июля, значения индексов, рассчитанных по числу особей паразитов и их биомассе, существенно разнятся. Это может быть связано с процессом смены генераций паразитов. На это указывают большое число особей паразитов при относительно малой их биомассе на хозяине этого возраста (табл. 6), а также значение суммы ошибок уравнений регрессии более 0.250. У хариуса 3+, отловленного 4 июля, этот показатель ниже критического (табл. 6). Материал

Таблица 5

Паразитофауна хариуса разного возраста из р. Илыч

Table 5. Parasite fauna in the grayling of different age from the Ilech River

| Виды паразитов | 1+ 16.07.2003 г. | 2+ 16.07.2003 г. | 3+ 04.07.2003 г. |
|---|---|---|---|
| *Trichodina* sp. | | | + |
| *Myxobolus neurobius* Schuberg et Schroder, 1905 | 2(7.5) | 4(96.2) | 2(10.6) |
| *Tetraonchus borealis* (Olsson, 1893) f. typica | 12(4.7) | 13(12.3) | 14(14.4) |
| *Tetraonchus borealis* (Olsson, 1893) f. minor Pugachev, 1983 | 6(0.8) | 5(0.5) | 3(0.3) |
| *Proteocephalus thymalli* (Annenkowa-Chlopina, 1923) | | | 5(1.0) |
| *Crepidostomum farionis* (Mueller, 1780) | | 5(0.4) | 9(2.2) |
| *Phyllodistomum simile* Nybelin, 1926 | | 1(0.07) | 1(0.4) |
| *Diplostomum helveticum* Dubois, 1929, larvae | | 2(0.3) | 3(0.2) |
| *D. volvens* Nordmann, 1832, larvae | | 2(0.2) | 10(1.1) |
| *Apatemon* sp. | 1(1.2) | 1(0.07) | |
| *Cystidicoloides tennuissima* (Zeder, 1800) | 6(1.7) | 14(9.2) | 15(23.0) |
| *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779), larvae | | 1(0.07) | |
| *Salmincola thymalli* (Kessler, 1868) | | | 2(0.2) |

Таблица 6

Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса разного возраста из р. Илыч

Table 6. Characteristics of the component parasite communities in the grayling of different age from the Ilech River

| Показатели | 1+<br>16.07.2003 г. | 2+<br>16.07.2003 г. | 3+<br>04.07.2003 г. |
|---|---|---|---|
| Исследовано рыб | 15 | 15 | 15 |
| Общее число видов паразитов | 5 | 10 | 10 |
| Общее число особей паразитов | 239 | 1789 | 801 |
| Общее значение условной биомассы | 83.1 | 524.3 | 609.9 |
| Количество автогенных видов | 4 | 7 | 8 |
| Количество аллогенных видов | 1 | 3 | 2 |
| Доля особей автогенных видов | 0.925 | 0.996 | 0.975 |
| Доля биомассы автогенных видов | 0.948 | 0.997 | 0.995 |
| Доля особей аллогенных видов | 0.075 | 0.004 | 0.025 |
| Доля биомассы аллогенных видов | 0.052 | 0.003 | 0.005 |
| Количество видов специалистов | 4 | 4 | 6 |
| Доля особей видов специалистов | 0.925 | 0.991 | 0.926 |
| Доля биомассы видов специалистов | 0.948 | 0.973 | 0.905 |
| Количество видов генералистов | 1 | 6 | 4 |
| Доля особей видов генералистов | 0.075 | 0.009 | 0.026 |
| Доля биомассы видов генералистов | 0.052 | 0.027 | 0.095 |
| Доминантный вид по числу особей | *Tetraonchus borealis* | *Myxobolus neurobius* | *Cystidicoloides tennuissima* |
| Доминантный вид по значению биомассы | *Cystidicoloides tennuissima* | *Myxobolus neurobius* | *Cystidicoloides tennuissima* |
| Характеристика доминантного вида | ав/с<br>ав/с | ав/с | ав/с |
| Индекс Бергера—Паркера по числу особей | 0.473 | 0.807 | 0.431 |
| Индекс Бергера—Паркера по биомассе | 0.353 | 0.550 | 0.637 |
| Выравненность видов по числу особей | 0.808 | 0.298 | 0.621 |
| Выравненность видов по биомассе | 0.828 | 0.472 | 0.531 |
| Индекс Шеннона по числу особей | 1.300 | 0.685 | 1.430 |
| Индекс Шеннона по значениям биомассы | 1.352 | 1.086 | 1.223 |
| Сумма ошибок уравнений регрессии | 0.407 | 0.268 | 0.194 |

по сообществу паразитов с рыбы 3+ собран почти на 2 недели раньше такового с хозяев 1+ и 2+. Т. е. сообщество паразитов у рыбы 1+ и 3+ в момент сбора материала находилось в сформированном состоянии, 2+ — в состоянии разрушения. В последнем случае, вследствие начавшегося процесса смены генераций паразитов, связь между видами в сообществе ослабла, что привело к существенной разнице значений индексов, рассчитанных по числу особей и биомассе. Для сообщества паразитов хариуса из р. Илыч отмечены низкие значения индекса доминирования, высокие — индексов выравненности видов и Шеннона. «Графическая» структура сообщества паразитов хариуса 1+ состоит из 1 группы видов, у хозяина 2+ и 3+ — из 3 (рис. 4).

У хариуса возраста 2+ из р. Пинеги в августе отмечено 10 видов паразитов, у рыбы других возрастов по 7 их видов (табл. 7). Число особей паразитов и их биомасса с возрастом хозяина неуклонно возрастают (табл. 8).

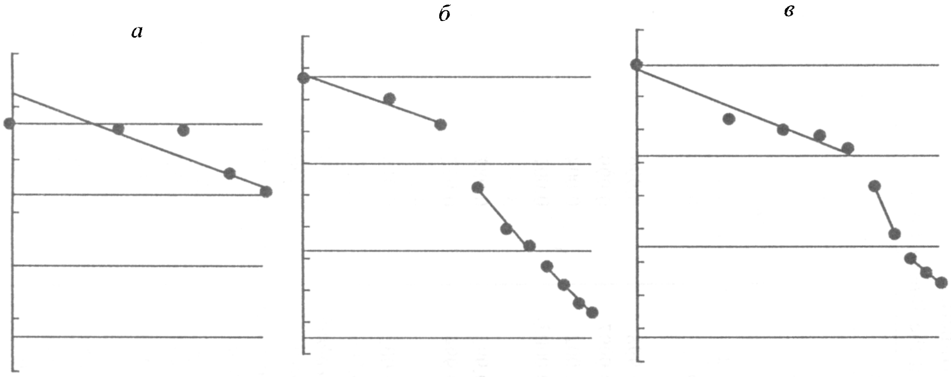

Рис. 4. Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса разного возраста из р. Ильич. *а* — рыба возраст 1+ (хариус выловлен 16.07.2003 г.); *б* — 2+ (16.07.2003 г.); *в* — 3+ (04.07.2003 ).

Fig. 4. Variational curves of relative biomasses of parasites in the grayling of different age from the Ilech River.

В сообществах паразитов хозяина 0+ и 1+ доминируют *Rhabdochona denudata*, автогенные виды и виды генералисты. У них низкие значения индекса доминирования, высокие — индексов выравненности видов и Шеннона. «Графическая» структура сообщества в обоих случаях состоит из 2 групп видов (рис. 2*а*, *б*). В сообществах паразитов хариуса 2+ и старше доминируют *Cystidicoloides tennuissima*, автогенные виды и виды специалисты. Для этих сообществ отмечены высокие значения индекса доминирования, низкие —

Таблица 7

Паразитофауна хариуса разного возраста из р. Пинеги в августе 1930 г.

Table 7. Parasite fauna in the grayling of different age from the Pinega River in August 1930

| Виды паразитов | Возраст хозяина | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 0+ | 1+ | 2+ | 3+ | 4+ |
| *Trichodina* sp. | | | + | | |
| *Myxobolus* sp. | 1(0.02) | | 1(0.03) | | |
| *Tetraonchus borealis* (Olsson, 1893) | 17(0.7) | 13(1.1) | 9(0.5) | 1(0.2) | 1(0.2) |
| Плероцеркоид В | | | | | 3(0.5) |
| *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) | | | | 1(0.3) | 6(1.8) |
| *Crepidostomum farionis* (Mueller, 1780) | 4(0.1) | 7(0.4) | 14(0.5) | 4(0.4) | |
| *Phyllodistomum folium* (Olbers, 1926) | | | 1(0.03) | | |
| *Phyllodistomum conostomum* (Olssen, 1876) | 1(0.02) | 2(0.1) | 3(0.1) | 1(0.1) | |
| *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819), larvae | 12(0.4) | 8(0.7) | 9(0.6) | 3(0.6) | 4(1.0) |
| *Cystidicola farionis* Fischer, 1798 | | | 1(0.03) | | |
| *Cystidicoloides tennuissima* (Zeder, 1800) | | 4(0.2) | 24(20.3) | 11(251.0) | 10(251.5) |
| *Rhabdochona denudata* (Dujardin, 1845) | 20(1.4) | 13(2.2) | 7(0.7) | | |
| *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780) | 4(0.2) | 1(0.06) | 1(0.03) | | |
| *Pseudoechinorhynchus borealis* (Linstow, 1901) | | | | | 1(0.1) |
| *Salmincola thymalli* (Kessler, 1868) | | | | 2(0.4) | 2(1.0) |

Примечание. Видовой состав паразитов хариуса и данные для расчета показателей зараженности его паразитами заимствованы из работы В. Б. Дубинина (1936).

Таблица 8

Характеристика компонентных сообществ паразитов хариуса разного возраста из р. Пинеги

Table 8. Characteristics of the component parasite communities in the grayling of different age from the Pinega River

| Показатели | 0+ | 1+ | 2+ | 3+ | 4+ |
|---|---|---|---|---|---|
| Исследовано рыб | 42 | 18 | 29 | 11 | 10 |
| Общее число видов паразитов | 7 | 7 | 10 | 7 | 7 |
| Общее число особей паразитов | 124 | 85 | 661 | 2781 | 2561 |
| Общее значение условной биомассы | 114.2 | 70.3 | 724.9 | 3141.2 | 2932.2 |
| Количество автогенных видов | 6 | 6 | 9 | 6 | 6 |
| Количество аллогенных видов | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Доля особей автогенных видов | 0.855 | 0.859 | 0.973 | 0.998 | 0.996 |
| Доля биомассы автогенных видов | 0.977 | 0.975 | 0.996 | 0.9997 | 0.999 |
| Доля особей аллогенных видов | 0.145 | 0.141 | 0.027 | 0.002 | 0.004 |
| Доля биомассы аллогенных видов | 0.023 | 0.025 | 0.004 | 0.0003 | 0.001 |
| Количество видов специалистов | 1 | 2 | 2 | 3 | 3 |
| Доля особей видов специалистов | 0.242 | 0.282 | 0.911 | 0.995 | 0.987 |
| Доля биомассы видов специалистов | 0.112 | 0.186 | 0.922 | 0.994 | 0.977 |
| Количество видов генералистов | 6 | 5 | 8 | 4 | 4 |
| Доля особей видов генералистов | 0.758 | 0.718 | 0.089 | 0.005 | 0.013 |
| Доля биомассы видов генералистов | 0.888 | 0.814 | 0.078 | 0.006 | 0.023 |
| Доминантный вид по числу особей | *Rhabdochona denudata* | *Rhabdochona denudata* | *Cystidicoloides tennuissima* | *Cystidicoloides tennuissima* | *Cystidicoloides tennuissima* |
| Доминантный вид по значению биомассы | *Rhabdochona denudata* | *Rhabdochona denudata* | *Cystidicoloides tennuissima* | *Cystidicoloides tennuissima* | *Cystidicoloides tennuissima* |
| Характеристика доминантного вида | ав/г | ав/г | ав/с | ав/с | ав/с |
| Индекс Бергера—Паркера по числу особей | 0.484 | 0.459 | 0.890 | 0.993 | 0.982 |
| Индекс Бергера—Паркера по биомассе | 0.505 | 0.533 | 0.913 | 0.990 | 0.966 |
| Выравненность видов по числу особей | 0.702 | 0.752 | 0.232 | 0.028 | 0.060 |
| Выравненность видов по биомассе | 0.660 | 0.741 | 0.191 | 0.037 | 0.096 |
| Индекс Шеннона по числу особей | 1.366 | 1.464 | 0.535 | 0.055 | 0.117 |
| Индекс Шеннона по значениям биомассы | 1.285 | 1.441 | 0.439 | 0.071 | 0.187 |
| Сумма ошибок уравнений регрессии | 0.251 | 0.101 | 0.127 | 0.168 | 0.009 |

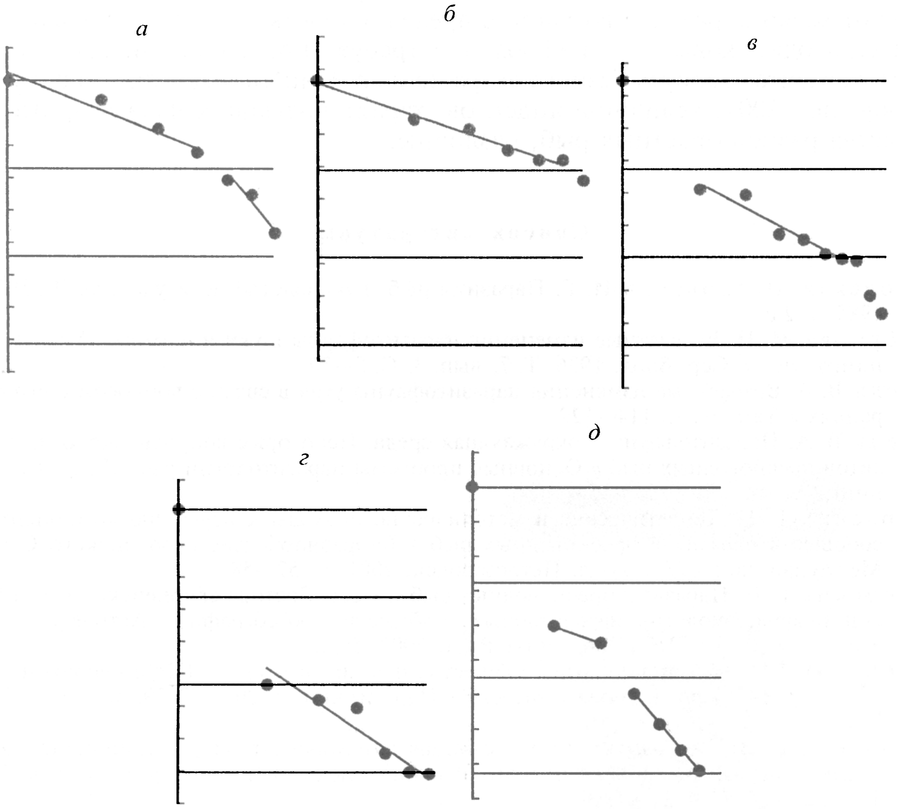

Рис. 5. Вариационные кривые условных биомасс паразитов хариуса разного возраста из р. Пинеги в августе 1930 г. (по: Дубинин, 1936).

Fig. 5. Variational curves of relative biomasses of parasites in the grayling of different age from the Pinega River in August 1930 (after: Dubinin, 1936).

индексов выравненности видов и Шеннона. Во всех случаях у рыб старшего возраста сообщества паразитов состоят из 3 групп видов (рис. 5). Суммы ошибок уравнений регрессии ниже критического значения и только у сообщества паразитов рыбы 0+ она близка этой величине (табл. 8).

Итак, сообщества паразитов хариуса 0+ и 1+ характеризуются наличием либо двух видов-доминантов, либо вида-доминанта, отличного от такового у сообществ паразитов с хозяина старшего возраста. С возрастом рыбы в сообществе ее паразитов возрастает число особей и биомасса, но число видов может оставаться неизменным. Виды в сообществах паразитов с хозяев младших возрастных групп образуют 1 или 2 группы, в сообществах паразитов рыб старшего возраста — 3 группы. Сообщества паразитов молоди хариуса характеризуются низкими величинами индексов доминирования, высокими — индексов выравненности видов и Шеннона.

На примере сообществ паразитов гольяна и хариуса из бассейнов рек Северная Двина и Печора показано, что паразитарные сообщества с младших возрастных групп хозяев отличаются от таковых с рыб старшего возраста меньшим количеством особей и биомассы паразитов, числа их групп, выделенных по соотношению биомасс, часто меньшим набором видов. Значения же индексов видового разнообразия, описывающих сообщества паразитов от хозяина разного возраста в пределах участка сбора материала, почти всегда одинаковы. Это наблюдение требует проверки, так как у сообществ паразитов хариуса разного возраста из р. Пинега и гольяна из р. Човью (Доровских, 2002) величины индексов, характеризующих паразитарные сообщества разновозрастных рыб, различны.

## Список литературы

Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 122 с.

Горбунова М. Н. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы // Уч. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1936. Т. 7, вып. 3. С. 5—30.

Догель В. А. Возрастные изменения паразитофауны угря в связи с вопросом о его миграциях // Там же. С. 114—122.

Догель В. А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1958. С. 9—54.

Доровских Г. Н. Теоретические и методические подходы к изучению компонентных сообществ паразитов пресноводных рыб // Биоразнообразие европейского Севера. Междунар. конф. Тез. докл. Петрозаводск, 2001. С. 57—58.

Доровских Г. Н. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2002. 50 с.

Доровских Г. Н. Компонентные сообщества паразитов пескаря (Gobio gobio) из бассейнов рек Северная Двина и Мезень // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 3. С. 221—236.

Доровских Г. Н., Голикова Е. А. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна речного Phoxinus phoxinus (L.) // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 5. С. 413—425.

Дубинин В. Б. Исследование паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни // Уч. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1936. Т. 7, вып. 3. С. 31—48.

Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1999. 50 с.

Пугачев О. Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (Phoxinus phoxinus L.) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 3. С. 196—209.

Пугачев О. Н. Паразитарные сообщества и нерест рыб // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 1. С. 3—10.

Русинек О. Т. Паразиты рыб озера Байкал: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2005. 48 с.

Столяров В. П. Паразитарная фауна карповых рыб Ропшинского рыбопитомника и ее хозяйственное значение // Тр. Ленингр. общ-ва естествоисп. 1934. Т. 63, вып. 3. С. 343—351.

## DEPENDENCE OF THE STRUCTURE OF COMPONENT PARASITE COMMUNITIES ON HOST AGE

G. N. Dorovskikh, V. G. Stepanov

*Key words*: fish parasites, component community, *Thymallus thymallus*, *Phoxinus phoxinus*

### SUMMARY

Dependence of the structure of component parasite communities on host age is studied by the example of parasite communities in minnow and grayling from the North Dvina and Pechora rivers basins. Parasite communities from immature host groups are revealed

to be different from those in mature fishes by lesser number of parasite individuals and biomass, number of groups discriminated by the ratio of biomasses, and frequently by lesser number of species. Indices of diversity describing parasite communities from hosts of different ages are nearly always the same in the area examined. This observation needs in verification because values of the indices characterizing parasite communities from fishes of different ages are not equal in the parasite communities from grayling of different age from the Pinega river and minnow from the Chovju river (Dorovskikh, 2002).